DIE MUSKELPROCESSE

IM LICHTE

DES VERGLEICHEND ISOTONISCH-ISOMETRISCHEN VERFAHRENS.

INAUGURAL-DISSERTATION

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER

MEDICIN UND CHIRURGIE

MIT ZUSTIMMUNG

DER MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

AM 7. MÄRZ 1893

NEBST DEN ANGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH VERTHEIDIGEN WIRD

DER VERFASSER

OSCAR KOHNSTAMM

AUS PFUNGSTADT.

OPPONENTEN: Hr. Dr. med. HANS GOSSEN.
„ Cand. med. FRANZ MÜLLER.
„ Dr. med. RUDOLF LAUDENHEIMER.

LEIPZIG,
VEIT & COMP.
1893.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

MEINEN LIEBEN ELTERN.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535707_0193

Im Verlaufe von experimentellen Untersuchungen über die Summationserscheinungen am quergestreiften Muskel, die ich unter Leitung von Hrn. Prof. Gad im Berliner physiologischen Laboratorium angestellt habe, zeigte uns die angewandte neue Methode einen solchen Reichthum mannigfaltiger Bilder, dass sich das unmittelbar praktische Bedürfniss nach einer Theorie einstellte, an deren Hand man versuchen könnte, die Erscheinungen zusammenzufassen, um dann vielleicht fragestellend in dem dunklen Gebiet weiter zu kommen.

Die Aufgabe, die wir uns stellten, war die, eine mathematisch-physikalische Formel aufzustellen, aus deren Modificationen sich die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen unseres Gebietes ableiten liesse. Diese Formel sollte erschlossen werden aus den Thatsachen, die über die Mechanik und die Kraftoekonomie des Muskels bekannt geworden sind. Eine weitere Aufgabe war dann, zu dem formalen Schema ein reales Bild oder eine brauchbare Vorstellung von der Natur der Vorgänge selbst zu finden, die ohne zunächst höheren Werth, als den eines Gleichnisses zu beanspruchen, doch mit unseren Kenntnissen von der Chemie und Histologie des Muskels in Uebereinstimmung stände.

Wir glaubten berechtigt zu sein, unser Streben, von der mechanischen Analyse zu theoretischen Vorstellungen über den Contractionsprocess vorzudringen, für sehr aussichtsvoll zu halten. Denn für diese Art der Betrachtung ist der Muskel nicht sowohl ein histologisch im höchsten Grad differenzirtes Gebilde, als vielmehr eine nach einer Dimension des Raumes

regelmässige Anordnung contractiler Elemente. Der Muskel ist einem Krystall zu vergleichen, in dem man sich auch die Moleküle mit ihren homologen Axen parallel gerichtet vorstellt. Die Wirkung der Muskelkraft kann dann als Summe der Wirkungen elementarer Contractionskräfte aufgefasst werden.

So sind wir berechtigt, gegenüber Verworn's[1] Geringschätzung der physikalischen Muskelphysiologie daran festzuhalten, dass der Fall der histologischen Complication im quergestreiften Muskel zugleich eine physikalisch-physiologische Vereinfachung darstellt.

Geschichtliche Uebersicht.

Seit Helmholtz' grundlegender Untersuchung[2] wird die von dem freien Ende des Muskels bei der Verkürzung gezeichnete Curve als der sehr nahe Ausdruck der an- und absteigenden Energie aufgefasst und zwar beruht diese Anschauung darauf, dass der aufsteigende Schenkel der Muskelcurve annähernd übereinstimmt mit der von Helmholtz aus seinen Ueberlastungsversuchen abgeleiteten Energiecurve. Eigentlich kann aus dieser Aehnlichkeit nicht mehr geschlossen werden — und Helmholtz selbst ging auch nicht weiter — als dass die Kraftentwickelung bei constanter Länge ähnlich verläuft wie die Verkürzung bei constanter Spannung.

Eine wesentlich andere Auffassung wurde von Jendrássik[3] vertreten: Das einzelne Muskelelement, durch den Reiz aus seiner Gleichgewichtslage gestossen, soll eine Sinusschwingung ausführen und diese Bewegung soll sich als Wellenbewegung von Element zu Element hin fortpflanzen. Die Muskelcurve, demnach eine Sinuscurve, wird von den bekannten Gesetzen der Wellenbewegung beherrscht.

Schon diese Folgerung, zu der die, auf willkürlicher Voraussetzung aufgebaute aber interessant durchgeführte Theorie führte, entspricht nur einem Einzelfalle unter einer weit überwiegenden Zahl anderer Formen. Entschieden unzulänglich erweist sich die Hypothese in's Besondere gegenüber der Entdeckung Heidenhain's und seiner Schüler[4], dass die durch die Temperaturerhöhung des Muskels und durch die Säuerung gemessene Intensität des durch den Reiz ausgelösten chemischen Processes nicht nur beherrscht wird von der Spannung, die der Muskel zur Zeit des Reizes aus-

---

[1] Max Verworn, *Die Bewegung der lebendigen Substanz.* Jena 1892.

[2] *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1850.

[3] Jendrássik, Erster Beitrag zur Analyse der Zuckungswelle des quergestreiften Muskels. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1874.

[4] R. Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. 1864. — Heidenhain mit Landau u. Pacully, Pflüger's *Archiv.* Bd. II. 1869. — Steiner, Pflüger's *Archiv.* Bd. XI. 1875.

übte, sondern auch von den Spannungsänderungen, die im Verlaufe der Zuckung vor sich gehen; oder um Heidenhain selbst sprechen zu lassen: „. . . Wahrscheinlich werden während des ganzen zeitlichen Verlaufs der durch die Reizung herbeigeführten Thätigkeit des Muskels in diesem Substanzen oxydirt, also neue Spannkräfte frei, deren Summe in jedem Moment Function der jeweiligen Spannung des Muskels ist, mit dieser (innerhalb gewisser Grenzen) steigend und sinkend.“ Wenn man dies als Thatsache in Jendrássik's Hypothese einführen wollte, würde man sich vorzustellen haben, dass die Elongation der schwingenden Muskelelemente ausser von den Coordinaten der über dem Muskel hinfliessenden Welle von einer fremden Variabeln abhinge — womit die ursprüngliche Jendrássik'sche Vorstellung aufgelöst ist.

Nun hat A. Fick schon vor langer Zeit darauf hingewiesen, dass die Erschlaffung des Muskels mehr ist, als eine passive Wiederausdehnung — denn in Wärmestarre contrahirte Muskeln bleiben in diesem Zustand — sondern vielmehr wie die Zusammenziehung, eine Wirkung positiver Arbeit chemischer Verwandtschaftskräfte. Diese Erkenntniss fällt keineswegs zusammen mit der citirten Entdeckung Heidenhain's, die nur eine Fortdauer der Verbrennungsprocesse über den Gipfel hinaus lehrt. Für Fick hingegen sind die Ordinaten der Zuckungscurve nicht der Intensität eines Processes proportional, sondern dieselbe ist ihm der Ausdruck der Resultirenden zweier entgegengesetzt gerichteter Processe. Fick stellt sich vor, dass der erste Process in der Bildung eines gewissen Stoffes, etwa in der Spaltung von Zucker in Milchsäure, der zweite in der Weiterverbrennung der Milchsäure zu Wasser und Kohlensäure bestehe. Die Milchsäure soll eine Art Gerinnung des Inhaltes der Sarkolemmschläuche setzen, die proportional der Menge der vorhandenen Milchsäure vorschreitet. Wenn die Milchsäuremenge ihr Maximum überschritten hat, beginnt die Erschlaffung. Fick selbst hat die erste interessante Anwendung dieser Anschauungsweise gemacht, indem er zeigte[1], dass der Veratrinismus einen Zustand verstärkter Erregbarkeit, nicht etwa verhinderter Restitution darstelle.

Noch grössere Wahrscheinlichkeit erhielt die Theorie, die eine Muskelcurve aus der Interferenz zweier Processe hervorgehen lässt, durch die Beobachtungen von Gad und Heymans über den Einfluss der Temperatur auf die Zuckungshöhen.[2]

Die Curve nämlich, die den Einfluss der Temperatur auf die Hubhöhen

---

[1] A. Fick und R. Böhm, Ueber die Wirkung des Veratrins auf die Muskelfaser. *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesells. zu Würzburg.* Bd. III. 1872.

[2] J. Gad und J. F. Heymans, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1890. Supplbd.

darstellt, steigt nicht, wie die Curve der entwickelten Wärmen[1], und wie man es ganz allgemein von einem chemischen Process erwarten sollte, mit der Temperatur an, sondern sie zeigt bei 19° ein Minimum. Gad und Heymans fanden die Deutung dieses höchst paradoxen Phaenomens in der Fick'schen Theorie. Sie stellten in Curvenpaaren die Wirkungen der beiden Processe, — oder in der Fick'schen Ausdrucksweise — die Mengen der gebildeten und weiterverbrannten Milchsäure als Functionen der Zeit dar. Dann mussten die Differenzen der zu einer Abscisse gehörigen Ordinaten proportional den zum selben Zeitpunkt gehörigen Ordinaten der Zuckungscurve sein. Mit abnehmender Temperatur nehmen die Curven an Höhe und Steilheit continuirlich ab, und der Fusspunkt der zweiten Curve entfernt sich von dem der ersten.

Nach diesem Princip wurden constructiv Zuckungscurven erhalten, deren Höhe das zu erklärende Phaenomen aufwiesen. „Alles Paradoxe ist bei dieser Betrachtungsweise geschwunden; denn dass chemische Processe mit abnehmender Temperatur an Intensität und Schnelligkeit des Verlaufs einbüssen werden, ist durchaus zu erwarten und ebenso dass dann auch die Verspätung zunehmen kann, nach welcher die Wirkung eines solchen Processes merklich zu werden beginnt. Die Wahrscheinlichkeit, dass wir mit unserer Betrachtungsweise das Richtige getroffen haben, wird erhöht durch den Umstand, dass bei Temperaturen unterhalb 19°, wo die Curvenhöhe beträchtlich zugenommen hat, ein stärkerer Reiz erforderlich ist, um eben eine minimale Zuckung auszulösen, als bei 19° und darüber.“[2]

Nach der Fassung, die Fick seiner Theorie beispielsweise gegeben hat, sollte die Milchsäure eine Gerinnung hervorrufen, und während oder mit der Gerinnung der Muskel seine Arbeit leisten. Nun wissen wir aber von Fick selbst,[3] dass ein zweifelloser Gerinnungsvorgang, wie die Wärmestarre, nur einen kleinen Betrag von Spannung entwickelt. Wenn es schon deshalb nicht gerathen ist, die vorhandene Milchsäuremenge zum Maass der Wirkung des Gesammtprocesses zu machen, so werden wir zur Aufgabe der Milchsäurehypothese geradezu genöthigt durch eine Deduction Bunge's,[4] nach der bei der Spaltung von Kohlenhydrat in Milchsäure eine

[1] A. Fick, Versuche über Wärmeentwickelung im Muskel bei verschiedenen Temperaturen. *Würzburger Verhandlungen.* Bd. 19. 1885. *Myothermische Untersuchungen.* 1889.

[2] A. a. O.

[3] A. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskelthätigkeit. *Internationale wissenschaftliche Bibliothek.* Bd. L. — Derselbe, Mechanische Untersuchung der Wärmestarre des Muskels. Myothermische Untersuchungen. — Gad und Heymans, a. a. O.

[4] Bunge, Die Quelle der Muskelkraft. *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.*

genügende Energiemenge, um die dabei geleistete mechanische Arbeit zu bestreiten, nicht frei werden kann. Bunge knüpft seine Betrachtungen an die Buttersäuregährung in der sehr wahrscheinlich richtigen Voraussetzung, dass die bei dieser entwickelte Energiemenge die bei der Spaltung derselben Menge Kohlenhydrates in Milchsäure entwickelte übertrifft, wodurch er dann in der Lage ist, *a fortiori* von ersterem auf letzteren Vorgang zu schliessen. Um nämlich die von Fick und Wislicenus bei ihrem berühmten Ausflug auf's Faulhorn in 6 Stunden geleistete mechanische Arbeit von 176000 ^{mkg} zu bestreiten, müssten nicht weniger als 1000 ^{grm} Zucker in Buttersäuregährung übergegangen sein, woran gar nicht zu denken ist.[1]

Versuch einer mathematischen Entwickelung der Fick-Gad'schen Theorie.

Um unseren weiteren mechanischen Betrachtungen eine Anschauung zu Grunde legen zu können, wollen wir uns von der Histologie des Contractionsvorganges ein schematisches Bild zu machen suchen. Wenn der Muskel sich zusammenzieht, so müssen, da sein Volum nicht vermehrt wird, vorher in der Längendimension angeordnete Theilchen sich zwischeneinander schieben. Diese einfach logische Forderung kann man unter dem Mikroskop verwirklicht sehen, und Engelmann[2] hat das, was er sah, als eine Quellung der isotropen auf Kosten der anisotropen Substanz aufgefasst. Wir haben also mindestens zwei aneinander grenzende Flüssigkeiten, die, jedenfalls durch eine Oberflächenspannung getrennt, in der Ruhe nicht

---

[1] Vielleicht ist aber in dieser Betrachtung eine Andeutung verborgen, wie man sich die Zerlegung eines Verbrennungsprocesses von Kohlenhydrat in zwei Abschnitte vielleicht vorstellen könnte. Bekanntlich wird der Vorgang der Buttersäuregährung dargestellt durch die Formel:

$$C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2.$$

Wenn man nun bei diesem Bilde bleiben und als den zweiten Process die Weiterverbrennung von $C_4H_8O_2$ auffassen wollte, so bliebe als reichliche Kraftquelle für die Arbeitsleistung die Verbrennung von $2H_2$. Diese $2H_2$ liefern nun bei der Verbrennung von 1000 ^{grm} Traubenzucker 765 C = 325440 ^{mkg}. Abgesehen von der Verbrennung des Buttersäuremoleküls liefern die 1000 ^{grm} Traubenzucker 176000 + 325440 = 501440 ^{mkg}. Dann würde die von Fick und Wislicenus geleistete Arbeit von 178656 ^{mkg} bestritten werden können durch die Spaltung und theilweise Verbrennung von 350 ^{grm} Zucker, was keineswegs unmöglich zu sein braucht. Ich habe diese Berechnung ausgeführt, um — in Uebereinstimmung mit Hoppe-Seyler's Theorie — auf die vielleicht bedeutungsvolle Rolle des freien Wasserstoffs in diesem Prototyp eines Lebensvorganges hinzuweisen.

[2] Engelmann, Pflüger's *Archiv.* Bd. VII, XI, XVIII.

mischbar, auf den Reiz hin bei gestatteter Verkürzung sich mischen. Wir nennen den Vorgang eine Mischung, weil er auf Veränderung des Werths der Oberflächenspannung beruhen muss. Die Wirkung dieser Veränderung kann entweder sein, dass die Theilchen einer Querscheibe sich zwischen die der anderen Querscheibe schieben, oder dass die Berührungsflächen der Menisken sich vergrössern. Wir ziehen es vor, die erstere Annahme der weiteren Darstellung zu Grunde zu legen. Es ist nichts anderes, als Umschreibung einer unbezweifelten Thatsache, wenn wir sagen: Bei der Contraction findet eine innere Verschiebung, möglicherweise eine moleculare Umlagerung statt.

Die mechanische Wirkung des Reizes auf den — festgehaltenen oder freibeweglichen — Muskel ist zunächst eine Vermehrung der Längsattraction (vielleicht auch der Querabstossung) zwischen in Längsreihen angeordneten Molekülen. Die Folge derselben ist bei festgehaltenem Muskel eine Spannungsvermehrung, bei freibelastetem Muskel eine auf anfängliche Spannungsvermehrung folgende Verkürzung. Man kann die Spannungsänderung bei constanter Länge, wie den Verkürzungsgang bei constanter Spannung unter den von Fick[1] angegebenen technischen Vorkehrungen graphisch aufzeichnen lassen, als isometrische und isotonische Curve. Diese Curven stellen in näherer oder entfernterer Annäherung die mechanische Aeusserung der Zustandsänderungen des thätigen Muskels unter entgegengesetzten Bedingungen dar. Die ideale Isometrie und Isotonie geben das unverfälschte Bild der Aenderungen der mechanischen Constanten, deren jeweiliger Werth als Function der im Muskel vor sich gehenden inneren Processe angesehen werden muss. Ein directer Schluss auf diese Processe darf nur gezogen werden, — was besonders hinsichtlich der Isotonie nicht scharf genug betont werden kann[2] — wenn auf die Gestalt der Curven äussere mechanische Kräfte, wie die Trägheit von Massen, keinen merklichen Einfluss haben.

Wir haben uns von der Nothwendigkeit überzeugt, dass zum Verständniss vieler myophysischer Erscheinungen der durch den Reiz ausgelöste chemische Vorgang in zwei Processe verschiedener Bedeutung zerlegt werden muss. Die Wirkung des ersten, für sich allein betrachtet, soll in der Vermehrung der Längsattraction auf ein Maximum bestehen, einer Zustandsänderung, die wir als positiv bezeichnen wollen, der Herstellung eines neuen Gleichgewichts zwischen der jetzigen Längsattraction einerseits und der Belastung sowie der durch die Formveränderung hervorgerufenen inne-

[1] A. Fick, Ueber die Aenderung der Elasticität des Muskels während der Zuckung. Pflüger's *Archiv.* 1871.

[2] Derselbe, Die Trägheit kleiner Gewichte bei Isotonie kann vernachlässigt werden. *Mechanische Arbeit* u. s. w. S. 93.

ren Elasticität des Muskels andererseits. Die Wirkung des zweiten Processes besteht dann in der Zurückführung der Zustandsänderung von ihrem positiven Werthe auf Null.

Wir wollen nun diese Vorstellung mathematisch fixiren, und zwar der grösseren Anschaulichkeit wegen für den Fall der Isotonie. Denken wir uns zuerst den ersten Process allein und ungestört vom zweiten verlaufend. Die Grösse der Zustandsänderung, d. h. die Vermehrung der Längsattraction, für Isotonie also die Verkürzung im Zeitdifferential, setzen wir proportional der Intensität des positiven chemischen Processes in diesem Augenblick:

$$d\varphi(t) = C_a \varphi_1(t)\, dt, \qquad 1)$$

wenn mit $\varphi(t)$ die Länge des Muskels, mit $\varphi_1(t)$ die Intensität des ersten Processes als Functionen der Zeit dargestellt sind. Wir erhalten daraus für die Verkürzung $\varphi(t_2) - \varphi(t_1)$ durch Integration:

$$\varphi(t_2) - \varphi(t_1) = C_a \int_{t_1}^{t_2} \varphi_1(t)\, dt \qquad 2)$$

oder in Worten: Wenn der erste Process allein wirksam wäre, so würde zu der Verkürzung $\varphi(t_2) - \varphi(t_1)$ ein Betrag des Processes gleich dem Zeitintegral auf der rechten Seite gehören. Eine sehr anschauliche Vorstellung gewinnt man, wenn man den Begriff der Intensität des Processes dahin specialisirt, dass $\varphi_1(t)$ proportional der in der Zeit dt gebildeten Milchsäuremenge ist; dann bedeutet das Zeitintegral nichts anderes als die in der Zeit $t_2 - t_1$ gebildete Menge von Milchsäure.

Wenn wir durch die Function $\varphi_2(t)$ die Intensität des zweiten (negativen) Processes darstellen, so haben wir

$$d\varphi(t) = -C_b \varphi_2(t)\, dt \qquad 3)$$

und indem wir die Verlängerung $\varphi(t_3) - \varphi(t_2)$ als ausschliessliche Wirkung des zweiten Processes nehmen, wie oben:

$$\varphi(t_3) - \varphi(t_2) = -C_b \int_{t_2}^{t_3} \varphi_2(t)\, dt. \qquad 4)$$

Da nun aber nach unserer Voraussetzung beide Processe zugleich und in entgegengesetzter Richtung wirken, und wenn wir beide vom Zeitpunkt t_0 aus sich erhebend denken, so haben wir allgemein die Verkürzung in jedem Augenblick proportional der algebraischen Summe der beiden Zeitintegrale. Es ist somit

$$\varphi(t_n) - \varphi(t_o) = C_a \int_{t_o}^{t_n} \varphi_1(t)\, dt - C_b \int_{t_o}^{t_n} \varphi_2(t)\, dt = C_a F_1 - C_b F_2, \qquad 5)$$

wenn wir für die Integrale die Zeitfunctionen F_1 und F_2 schreiben.

$C_a F_1$ und $-C_b F_2$ stellen die Wirkung jedes der beiden Processe für sich auf den Muskel dar. Um das Verhältniss der bis jetzt willkürlichen Constanten aufeinander zu bestimmen, setzen wir die Gleichung für den dem Werth der Zuckungsdauer entsprechenden Zeitpunkt t_d an:

$$C_a F_{1t_d} = -C_b F_{2t_d}, \qquad 6)$$

d. h. im Zeitpunkt t_d ist die algebraische Summe der Wirkungen der beiden Processe auf den Muskel = 0. Es folgt:

$$-\frac{C_a}{C_b} = \frac{F_{2t_d}}{F_{1t_d}}. \qquad 7)$$

Wir setzen diesen Quotienten = 1 und erhalten $C_a = C_b = C$; indem wir nun C gleich 1 nehmen, stellen F_1 und F_2 die Wirkungen jedes der beiden Processe als Function der Zeit dar.

$$\varphi(t_n) - \varphi(t_o) = F_1 - F_2 \qquad 8)$$

oder in Worten: Die Zustandsänderung des Muskels in jedem Augenblick, d. h. für den betrachteten Fall der Isotonie, die Längenänderung bei constanter Spannung ist proportional der Differenz der Zeitintegrale zweier Processe, von denen der eine für sich allein die positive, der andere die negative Zustandsänderung bewirken würde oder in der Sprache Fick's: Die Verkürzung in jedem Augenblick ist proportional der Differenz der gebildeten und weiterverbrannten Milchsäuremenge, d. h. proportional der in diesem Augenblick vorhandenen Milchsäuremenge.

Wir können die drei besprochenen Theorien an dem in der Geschichte der Muskelphysiologie classischen Solenoidschema veranschaulichen. Die erste oder, wenn man kurz so sagen darf, Helmholtz'sche Theorie fände ihr Bild in einem durch Gewicht gedehntem, von einem galvanischen Strom durchkreisten Solenoid. Die elektromotorische Kraft wird von einer Tauchbatterie geliefert, deren eingetauchte Flächen nach bestimmtem Gesetz vergrössert und wieder verkleinert werden. Dementsprechend wächst und sinkt die Längsattraction des Solenoids. Bei Streckung des Solenoids durch ein grösseres Gewicht ist die Selbstinduction geringer, der Strom wird weniger geschwächt, die elektrolytische Wirkung in der Kette ist grösser: Also: je grösser die Spannung, um so grösser der Gesammtumsatz — wie beim Muskel.

Um Jendrássik's Hypothese in unser Bild zu fassen, lassen wir einen Stromstoss sich durch eine Reihe parallel geschalteter Solenoide ausgleichen, von denen jedes einem Muskelelement entsprechen soll. Wenn die minimale Bewegung des einen den Stromschluss im nächsten auf irgend eine Weise bewirkt, so wird eine periodische Bewegung erfolgen.

Zur Veranschaulichung der Fick-Gad'schen Theorie nehmen wir zwei concentrische Solenoide, in deren Windungen ein einstweilen auf einer Unterlage aufstehender Eisenkern mittlerer Coercitivkraft hineinragt. Wir leiten durch das erste Solenoid eine wie bei der ersten Modification erzeugte Stromesschwankung hindurch von solcher Richtung, dass eine als positiv zu bezeichnende Magnetisirung des Eisenkernes hervorgerufen wird. Dieselbe wird ungefähr proportional dem Zeitintegral der Stromesschwankung angesehen werden dürfen. Gewisse Zeit nach dem Beginn des ersten, soll sich ein zweiter Process entwickeln von dem ersten entgegengesetzter Richtung in Gestalt einer durch das zweite Solenoid geführten Stromesschwankung. Dieses wird — für sich allein betrachtet — eine negative Magnetisirung erzeugen, die proportional ihrem Zeitintegral vorschreiten wird. Die Wirkung des Systems nach aussen, d. h. die Gleichgewichtshöhe des gehobenen Eisenkernes in irgend einem Augenblick ergiebt sich proportional der Differenz der Zeitintegrale beider Processe.

Der graphische Ausdruck unserer Integrale sind die Gad-Heymans'schen Curvenpaare. In diesen, wie in unserer Entwickelung sind F_1 und F_2 durch den Grad ihrer Wirkung auf ein Drittes bestimmt. Sind wir aber auch im Stande eine absolute Beziehung zwischen ihnen zu finden, oder können wir wenigstens angeben, in welcher Richtung eine solche zu suchen sei?

Denken wir zu einer bestimmten Muskelcurve die zugehörigen Integralcurvenpaare gezeichnet, so ist es leicht zu diesen die entsprechenden Intensitätscurven zu construiren. Unsere Betrachtung liess ja die Gad-Heymans'schen Curven durch Integration aus Intensitätscurven hervorgehen. Wir finden also zu einer Curve F_1 die Intensitätscurve durch Differenziation, indem wir den ersten Differenzialquotienten $\frac{d F_1}{dt}$ proportional die Ordinaten der Intensitätscurve setzen. Wir erhalten so zwei mit Maximis versehene Curven, die eine nach oben, die andere nach unten von der Abscisse, deren Ordinaten bezw. gleich sind $\frac{d F_{1(2)}}{dt} = \varphi_{1(2)}(t)$. Und das von dieser Ordinate, der zugehörigen Abscisse und dem abgeschnittenen Curvenstück begrenzte Flächenstück ist $F_{1(2)} = \int_{t_o}^{t_n} \varphi_{1(2)}(t.\, dt.$

$\varphi_1(t)$ und $\varphi_2(t)$ sind proportional den Intensitäten der chemischen

Processe in den betrachteten Augenblick. Die Intensität eines chemischen Processes kann einerseits gemessen werden durch die Menge des während desselben gebildeten Productes, andererseits aber, da der chemische Process im Muskel wohl ausschliesslich in der positiven Arbeit chemischer Verwandtschaftskräfte besteht in der dabei entwickelten Wärme und lebendigen Kraft. Denken wir letztere in Wärmemaass übergeführt, so müssen die Ordinaten $\varphi_1(t)$ und $\varphi_2(t)$ proportional der in dem betrachteten Zeitpunkt entwickelten Wärmemenge gesetzt werden. Danach ist der Flächeninhalt F_{1t_d} proportional der in dem Process $\varphi_1(t)$, der Flächeninhalt F_{2t_d} proportional der im Process $\varphi_2(t)$ entwickelten Wärmemenge. Bleiben wir nun bei der Fick'schen Hypothese — ohne uns an eine bestimmte Formulirung zu halten —, dass der erste Process bestehe in der Spaltung oder Verbrennung zu einem Zwischenproduct und der zweite in der Weiterverbrennung des Zwischenproductes, so verhalten sich die Flächeninhalte F_{1t_d} und F_{2t_d}, wie die den beiden Processen entsprechenden Verbrennungswärmen. Es wird also eine — bis jetzt unbekannte — Constante K geben, die angiebt, um wie viel mehr Wärme in F_1, als in F_2 entwickelt wird. Wir haben somit im Anschluss an obige Gleichung 7):

$$-\frac{C_a}{C_b} = \frac{F_{2t_d}}{F_{1t_d}} = \frac{1}{K}. \qquad 9)$$

Wir setzen also voraus, dass — soweit es sich um Modificationen desselben Vorganges handelt — F_{1t_d} immer dasselbe Vielfache von F_{2t_d} ist und fügen gleich an, dass es bei so total verschiedenen Vorgängen, wie die Isometrie und Isotonie sind, sehr wohl möglich ist, dass K für beide einen verschiedenen Werth hat. Wie wir später an einem Beispiel zeigen werden, ist es wahrscheinlich, dass K eine von den Widerstands-Régimen abhängige Variable ist.

Hätten wir nun zu einer realen Zuckungscurve die Curven F_1 und F_2 construirt, so würden wir in der Summe $F_{1t_d} + K F_{1t_d} = F_{1t_d}(1 + K)$ in Wärmemaass diejenige Wärmemenge W vor uns haben, die bei der gesammten Muskelzuckung frei wird unter den Bedingungen, unter denen sie Fick zu messen pflegt.

Es steht somit schon jetzt fest, dass wir in dem Wärmewerth F_1 ein proportionales Maass für W, d. h. für die Gesammtintensität der Processe haben; und umgekehrt ist W ein proportionales Maass für F_1.

Ganz dieselben Betrachtungen wie für die Längenänderung lassen sich mit demselben Ergebniss für die Spannungsänderung durchführen.

Ich gehe jetzt dazu über, allgemein zu discutiren, durch welche Veränderungen der Integralcurven (F_1, F_2) die charakteristischen Variationen der Muskelcurve F bedingt sein müssen. Wir können selbst die allge-

meinsten Regeln der Construction mit einiger Kürze nur dann aussprechen, wenn wir F_1 unveränderlich gehalten denken.

1. Der Fusspunkt von F_2 rückt um so weiter hinaus, je steiler die Muskelcurve F ansteigt, oder, was dasselbe heisst, je früher F sein Maximum erreicht.

2. Wenn ausser F_1 auch der Anfangstheil von F_2 unveränderlich gehalten wird, so wird sich F_2 um so früher an F_1 anschliessen, je schneller die Erschlaffung von F erfolgt. Je früher aber F erschlafft ist, um so früher muss es auch seinen Gipfel erreicht haben.

3. Die Gipfelzeit wird demnach relativ klein,
   a) wenn F_2 sich spät und langsam erhebt,
   b) wenn F_2 sich früh und schnell an F_1 anschliesst.

Diese Concurrenz von a und b ist nur ein scheinbarer Widerspruch. Man wird sich nämlich niemals über den Charakter von F_2 durch die frühe Gipfelzeit täuschen können. In den Zuckungscurven zu a folgt auf den Gipfel ein Plateau oder ein langsamer Abstieg, ihr Prototyp ist die isometrische Zuckung bei 10° C. In den Curven zu b folgt auf den Gipfel ein jäher Abfall, wie bei maximalen isotonischen Zuckungen hoher Temperatur. Man wird stets durch die Construction bestätigt finden: Einem langen plateauähnlichen Abfall entspricht ein spät und langsam ansteigendes F_2, einem jähen Abfall der Muskelcurve entspricht ein plötzlicher Anstieg von F_2. Einem steilen F_2 wird — soviel ich sehe — stets ein entsprechend steiles F_1 vorausgehen, während einem steilen F_1 durchaus kein ebenso steiles F_2 zu folgen braucht. Ein spät ansteigendes F_2 wird wohl auch immer mit geringer Steilheit verlaufen.

Aus der unmittelbaren Anschauung ergiebt sich und aus 1. folgt, dass — F_1 wieder als unveränderlich vorausgesetzt — F ein um so höheres Maximum erreicht, je später und je flacher F_2 ansteigt. Den Grad der Beeinträchtigung der Ordinatenhöhen der Muskelcurve durch früheren und steileren Verlauf von F_2 nenne ich den Grad der Interferenz.

Die Steilheit von F in jedem Augenblick ist gleich der Differenz der Steilheiten von F_1 und F_2. Denn wenn

$$F = F_1 - F_2,$$

$$\text{so ist } \frac{dF}{dt} = \frac{dF_1}{dt} - \frac{dF_2}{dt}.$$

Die Steilheit von F muss so lange am grössten sein, wie F_2 noch $= 0$ ist. Wir stehen vor der Maximalbetrachtung: Für die Abscisse der Gipfelzeit t_g haben wir

$$0 = \frac{dF}{dt} = \frac{dF_1}{dt} - \frac{dF_2}{dt}$$

$$\text{für } t = t_g\text{: } \frac{dF_1}{dt} = \frac{dF_2}{dt},$$

d. h. F wird ein Maximum, wenn die Steilheiten von F_1 und F_2 gleich werden, und bleibt ein Maximum oder ein Plateau, so lange die ersten Differentialquotienten gleich bleiben. —

Es ist noch ein Wort darüber nöthig, in welcher Weise von den Integral- auf die Intensitätscurven und umgekehrt geschlossen werden kann. Da die Ordinaten $\varphi_{1(2)} t$ proportional den Differentialquotienten $\frac{d F_{1(2)}}{dt}$ sind, entsprechen den Maximis der Intensitätscurven Wendepunkte der Integralcurven. Denn $\frac{d^2 F_{1(2)}}{dt^2} = \frac{d \varphi_{1(2)} t}{dt}$. Es ist zu erwarten, und geht aus den Gad-Heymans'schen Curvenpaaren hervor, dass der Maximalpunkt von $\varphi_2(t)$ später fällt, als der Maximalpunkt von $\varphi_1(t)$.

Wir haben früher gesehen, dass $F_{1_{t_d}} = \int_0^{t_d} \varphi_1(t)\, dt$ proportional der Gesammtintensität des chemischen Umsatzes ist. Es folgt, dass der Grenzwerth, dem F_1 asymptotisch sich nähert, um so grösser ist, je grösser die nach Ausweis der myothermischen Messungen unter diesen Verhältnissen entwickelte Wärmemenge ist. — Die Dauer des Processes $\varphi_1(t)$ kann erschlossen werden aus der Zeit während der F_1 noch ansteigt. Es darf nun mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die Ordinaten $\varphi_1(t)$ einen von 0 verschiedenen Werth bis zum Zeitpunkt t_d behalten, was für Verkürzungs- und Spannungszuckung gesondert abgeleitet werden kann. Für erstere folgt aus den Arbeiten von Heidenhain und Steiner,[1] dass auch während der Erschlaffung durch Widerstandsvermehrung der chemische Umsatz gesteigert werden kann. Da Dehnung, wie wir hoffen beweisen zu können, nur auf F_1 wirkt, so konnte bei den Steiner'schen Versuchen $\varphi_1(t)$ in der Erschlaffungszeit noch nicht erloschen sein. — Für die Fortdauer von $\varphi_1(t)$ bis zum Ende der Zuckung bei festgehaltenem Muskel scheint ein directer Beweis vorzuliegen. Wenn wir nämlich mit Fick[2] die von diesem Forscher wohlbegründete Annahme machen, „dass bei einer einfachen Zuckung niemals ein Vorrath von mechanischer potentieller Energie verfügbar wird oder ohne neue Verbrennung wie die Energie einer gespannten Feder zu mechanischen Leistungen verwendet werden kann", so zeigen Curvenscharen mit Anfangshemmung und immer späterer Lösung, wie sie besonders instructiv von Kries[3] giebt, dass bis zum Ende der

[1] A. a. O.

[2] A. Fick, Myothermische Fragen und Versuche in den *Myothermischen Untersuchungen*. 1889. S. 261.

[3] v. Kries, Untersuchung zur Mechanik des quergestreiften Muskels. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. Physiol. Abthlg. 1880.

Zuckung ein Rest von E_1 zur Ausführung der Verkürzung vorhanden ist. — Wir nehmen somit an, dass der unserer positiven Zustandsänderung zu Grunde liegende Process bis zum Ende der Zuckung anhält.

Experimentelle Prüfung einiger theoretischer Folgerungen.

Die vergleichend isotonisch-isometrische Methode wurde von Fick zu dem Zweck begründet, die Veränderung der Elasticität des thätigen Muskels zu verfolgen.[1] Später hat Fick[2] mit derselben Methode zwei classische Beweise dafür geliefert, dass die Voraussetzung dieser Betrachtung nicht zutreffend war, dass nämlich die Spannung (s) in einem Moment nicht nur von der seit Beginn der Zuckung verflossenen Zeit (t) und der in dem Moment eingenommenen Länge (l), sondern auch von der Summe der Widerständen (ΣW) abhinge, die sich bis dahin der Zusammenziehung entgegengesetzt haben. Die allgemeine Formel der Spannungsgleichung ist also nicht:

$$s = f(t, l),$$

sondern etwa:

$$s = f(t, l, \Sigma W).$$

Gad und Heymans[3] haben darauf aufmerksam gemacht, dass bei Isometrie die Querdehnbarkeit nicht contractiler, elastischer Gebilde, besonders der Sarkolemmschläuche, nicht wie bei Isotonie in Anspruch genommen wird; und dass ferner die isometrischen Ordinaten den Zustandsänderungen eines Muskelquerschnittes proportional sind. Für einen solchen Querschnitt ist der übrige Muskel ein starres Stück der Verbindung mit dem Spannungsmesser. Für vollkommene Isometrie würden die Ordinaten unendlich klein sein; ihren Aenderungen aber sind die Aenderungen annähernd proportional, die wir an der wirklichen isometrischen Curve beobachten.

In den isotonischen Ordinaten kommt dagegen die summirte Wirkung aller Muskelelemente zum Ausdruck. Es wird nicht unnöthig sein zu betonen, dass, wie dieselben Autoren nachweisen, für die Betrachtung der isotonischen Curve — mit Ausnahme des Latenzstadiums — alle Muskelelemente als in gleicher Schwingungsphase begriffen angesehen werden müssen, dass also hinsichtlich unserer Integralcurven die Fortpflanzung der Contractionswelle nicht angezogen werden darf, — ein Irrthum, dem, wie es scheint, F. Schenk[4] verfallen ist.

---

[1] A. a. O.

[2] A. Fick, *Mechanische Arbeit* u. s. w. 8. und 9. Cap.

[3] A. a. O.

[4] F. Schenk, Beiträge zur Kenntniss von der Zusammenziehung des Muskels. Pflüger's *Archiv*. Bd. 50. S. 188.

So lange die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vernachlässigt werden kann, sind die isotonischen Ordinaten als proportional den Verkürzungen der Muskelelemente anzusehen. Vielleicht nur bei hochgradiger Ermüdung könnte die Contractionswelle so verlangsamt sein, dass die Verkürzung des Gesammtmuskels einem Mittelwerth der Verkürzung der Elemente entspricht.

Was aber für uns die gegensätzliche Betrachtung der Isometrie und Isotonie zur grundlegenden Methode aller Muskelphysiologie macht, der physikalischen und histologischen, das ist die Ueberlegung, dass bei Isometrie die inneren Umlagerungen sehr stark eingeschränkt, bei idealer Isometrie verhindert sein müssen. Wenn wir uns nämlich den Erregungsvorgang in einer festgehaltenen Muskelfaser vorstellen, so sehen wir eine Formänderung gänzlich ausbleiben. Hingegen tritt eine Spannungsvermehrung ein. Die von elastischen Körpern, zu denen der Muskel nach Fick's classischen Darlegungen zweifellos gehört, ausgeübte Spannung wird allgemein dann vermehrt, wenn sie verhindert sind, eine Bewegung auszuführen, die sie in ihre Gleichgewichtslage überführen würde. In dem Maasse, als sie von dieser entfernt gehalten werden, entwickeln sie Spannung. Spannungsentwickelung eines festgehaltenen Muskels bedeutet also Verhinderung der inneren Umlagerung.[1] Unter diesem Gesichtspunkt scheint uns der Antagonismus der isometrischen und isotonischen Zuckung eine ähnliche Bedeutung für unseren Gegenstand zu haben, wie für die Gastheorie die Behandlung der Gase bei constantem Druck und constantem Volum. Isometrie und Isotonie sind Grenzfälle, die experimentell nur annähernd erreicht werden. Jedoch darf man es wagen, die Fick'schen Methoden als genügende Annäherung zu betrachten.

Die Construction der zu einem isometrisch-isotonischen Zuckungscurvenpaar (bei Zimmertemperatur) gehörigen Integralcurven ergiebt für Isometrie entsprechend der kürzeren Gipfelzeit mit folgendem Plateau einen späteren und langsameren Anstieg von F_2 als für Isotonie. Bei derjenigen Modification des Muskelprocesses also, bei der die inneren Umlagerungen ein Minimum sind, verläuft der zweite, der Erschlaffungs- oder Restitutionsprocess am trägsten. Die Umkehrung dieser Erfahrung würde lauten: Je beträchtlicher die inneren Umlagerungen sind, um so plötzlicher entladet sich der zweite Process. Dieses ist die Vermuthung, deren Berechtigung wir experimentell prüfen wollen.

Es gilt für eines der merkwürdigsten Phaenomene am Muskel, dass man — unter gewöhnlichem isotonischem Régime — bei Steigerung der Reizstärke bald nach Ueberschreitung der Schwelle zu einer Reizgrösse

[1] Ranvier hat am Beugungsspectrum des Muskels direct nachgewiesen, dass die Aenderung der Querstreifung während der Erregung an die Aenderung der Länge gebunden ist.

kommt, die vom Muskel mit einer „maximalen“ Zuckung beantwortet wird. Dieses wäre nicht erstaunlich, wenn die maximale Zuckungshöhe einem solchen Contractionsgrade entspräche, bei dem die durch die Formveränderung hervorgerufenen elastischen Kräfte des Muskels weiterer Zusammenziehung einen absoluten Widerstand entgegensetzten. Diese „innere Elasticitätsgrenze“ — wenn es uns erlaubt ist, im Folgenden so die eben definirte Grösse der elastischen Kräfte zu benennen — wird aber durch eine Maximalzuckung nicht erreicht, vielmehr vermag ein kurz auf den ersten folgender zweiter Reiz auf das eben erreichte Niveau des ersten eine zweite Zuckung aufzusetzen. So „superponiren“ sich eine Anzahl Zuckungen, bis der Contractionsgrad erreicht ist, der vielleicht der inneren Elasticitätsgrenze entspricht.

Für das höchst merkwürdige Phaenomen des Maximums giebt unsere Fick-Gad'sche Theorie folgende Deutung: Mit wachsender Reizstärke wächst die Steilheit von F_2 stärker als die Steilheit von F_1, wenn nämlich unsere Voraussetzung richtig ist, dass der zweite Process sich um so plötzlicher entladet, je beträchtlicher die inneren Umlagerungen sind. Denken wir uns die Zuckungshöhen graphisch als Function der Reizstärke dargestellt, und zwar nicht so, wie sie etwa in Wirklichkeit sind, sondern so, wie wir sie *a priori* ohne Interferenz erwarten würden, so erhielten wir eine Curve, die mit einer gewissen charakteristischen Steilheit anstiege. Fügen wir nun den Einfluss der mit wachsender Reizstärke wachsenden Interferenz hinzu, so wird dadurch die ursprüngliche Beschleunigung gedämpft, eine etwa convexe oder lineare Curve wird linear oder concav gegen die Abscissenaxe, und das Maximum wird einem kleineren Ordinatenwerthe entsprechen, als das Maximum der ungedämpften.

Wir vermuthen also, dass das Phaenomen des Maximums seine Ursache darin hat, dass die Wirkungen der mit dem Reiz noch weiter steigenden inneren Processe interferiren, sich theilweise aufheben.

Wir haben ein Mittel, die Zulänglichkeit dieser Deutung zu prüfen, indem wir eine entsprechende Curve der isometrischen Höhen ermitteln. Denn der Grad der Interferenz ist bei Isometrie geringer, wieder, wenn unsere Voraussetzung zutrifft, dass die Beschleunigung des zweiten Processes bei Verhinderung der inneren Umlagerung ein Minimum ist.

Der Versuch ist einfach auszuführen. Die Methode, die wir an anderer Stelle ausführlich beschreiben werden, war im wesentlichen die von Fick angegebene. Wir benutzten den gut curarisirten Wadenmuskel von Rana esculenta.

Das regelmässige Ergebniss war folgendes: Isometrische Zuckungen erreichen das Maximum bei grösserer Reizstärke als isotonische, und die Zahlen der isometrischen Zuckungshöhen steigen viel schneller an, als die der isotonischen. Oder: der Werth des Quotienten $\frac{\text{Isot. Höhe}}{\text{Isom. Höhe}}$ sinkt mit

wachsendem Reiz. Wir können das Resultat graphisch veranschaulichen, wenn wir für die maximale isotonische Reizstärke die isometrische Höhe der isotonischen gleich machen. Wir erhalten so Fig. 1. Es darf nicht unterlassen werden, zu erwähnen, dass in seltenen Fällen (vielleicht $^1/_{20}$) die Curve der isometrischen Höhen nicht über den Kreuzungspunkt hinaussteigt, der übrige Verlauf ist aber stets der charakteristische. Von besonderer Wichtigkeit dürfte auch noch sein, dass erst bedeutenden isotonischen Höhen die isometrische Schwelle entspricht, d. h. ein Anwachsen der Spannung über die Anfangsspannung, deren Werth in unseren Versuchen zwischen 0—10—20 grm schwankte.

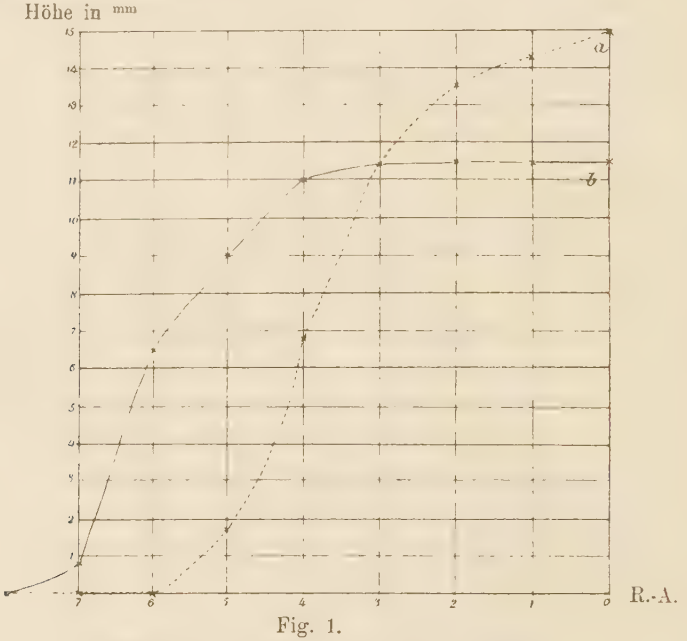

Fig. 1.
Versuch 82. *a* isometr. Höhen, *b* isot. Höhen.

Es kann nach unserer Auffassung nicht zweifelhaft sein, dass die isometrischen Höhen ein reineres Maass für die Erregungsgrösse sind als die isotonischen. Es wird demnach für die Zwecke der allgemeinen Nervenphysiologie, etwa zum Vergleich mit der negativen Schwankung des Nervenstroms die isometrische Zuckung entschieden mehr geeignet sein, als die isotonische — und ein myophysisches Gesetz der Zukunft darf sich nicht an die Hubhöhen halten.[1]

[1] Ich wundere mich, dass Santerson in seiner sehr ausführlichen Arbeit (*Skandinavisches Archiv f. Physiologie* 92. Studien über die allgemeine Mechanik des Muskels. 3. Abhandlung) eine Abhängigkeit der Culmenzeit von der Reizstärke nicht gefunden hat. Ich sah ganz regelmässig beim curarisirten und beim Nervmuskelpraeparat eine

Isotonische und isometrische Curvenschaaren mit wachsender Reizintensität entsprechen ganz dem, was man aus der Discussion der Höhen erschlossen hat. In der isotonischen Schaar strahlen vom Reizpunkt die Curvenschenkel unter mit der Reizstärke wachsendem Elevationswinkel aus. Der Abstieg ist um so steiler, der Gipfel fällt um so früher, je stärker der Reiz ist. In vielen Fällen wird bei übermaximaler Verstärkung des Reizes der Abfall noch weiter beschleunigt. Man sieht klar den Einfluss des be-

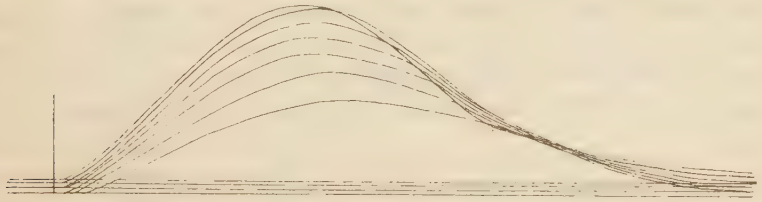

Fig. 2.

schleunigten P_2 (Fig. 2). Anders bei Isometrie. Eine Verschiebung der Theile der Zuckungscurve, die aus einer Aenderung des gegenseitigen Verhaltens der Componenten abzuleiten wäre, ist hier nicht vorhanden (Fig. 3).[1]

Wir glauben also in der Curve der isometrischen Höhen den allgemeinen Gang der Erregungsgrösse als Function der Reizstärke in erster Annäherung gefunden zu haben. Es giebt aber auch ein Mittel, die Gesammtintensität der Processe bei Isotonie direct zu bestimmen, nämlich die Wärmemessung nach Heidenhain's und Fick's Methode. Die Curve der isotonischen Wärmen muss denselben Typus haben, wie die Curve der isometrischen Höhen.

Fig. 3.

continuirliche Abnahme der Culmenzeit mit wachsender Reizstärke. Die Differenz zwischen der Culmenzeit bei minimalem und maximalem Reiz beträgt zwischen 0·015 und 0·02″. Die Bedeutung dieses Verhaltens, der verlangsamten Erschlaffung bei schwachem Reiz sieht man am besten ein, wenn man eine Ordinate durch die absteigenden Schenkel der Curvenschaar legt. Diese trifft die Curven auf gegen die Maximalhöhe um so grösserer Höhe, je schwächer der Reiz war. Dieser ganz constante Befund ist von besonderer Wichtigkeit für das Verständniss der Summationserscheinungen. Bezüglich der Unabhängigkeit der gesammten Zuckungsdauer von der Reizstärke stimme ich den früheren Autoren bei. (Brücke, Ueber willkürliche und krampfhafte Bewegung. *Wiener Sitzungsbericht der mathematisch-physikalischen Klasse.* Bd. 76. S. 3. 1877. — Goldscheider, Ueber eine Beziehung zwischen Muskelcontraction und Leitungsfähigkeit der Nerven. *Zeitschrift für klinische Medicin.* Bd. XIX.

[1] Die Nachprüfung dieser Versuche mit kräftigen Winterfröschen hat gelehrt, dass bei schnellzuckenden Muskeln auch in der Isometrie ein Sichschneiden der absteigenden Schenkel stattfinden kann.

Thatsächlich verdanken wir Nawalichin[1] und B. Danilewsky[2] einige solche Versuchsreihen, die in der merkwürdigsten Weise unsere Erwartungen bestätigen. Wir werden uns an die mit vorgeschrittenerer Technik ausgeführten Versuche Danilewsky's halten. Bei den schwächsten Reizen nämlich, wo F_2 träge ansteigt, läuft die Curve der isotonischen Wärmen parallel den isotonischen Höhen, dann aber, wo auch nach Ausweis der isometrischen Höhen die Interferenz beginnt, wachsen die Wärmen viel schneller als die Höhen. Wenn die Curven auf einander reducirt sind, so kreuzt die Wärmecurve die Höhencurve und steigt ein grosses Stück über sie hinaus. Am anschaulichsten wird der Parallelismus der isotonischen Wärmen und der isometrischen Höhen demonstrirt, wenn man zu den isotonischen Hubhöhen als Abscissen die zugehörigen Spannungen und Wärmen als Ordinaten aufträgt. Leider lag es ausserhalb der Absichten Danilewsky's, zu seinen isotonischen Höhen und Wärmen auch die isometrischen Höhen und Wärmen zu bestimmen. Ich selbst konnte aus äusseren Gründen diese experimentelle Lücke nicht ausfüllen. Ich habe daher zur Herstellung der Fig. 4 zuerst nach Versuch 116 von Danilewsky die isotonischen Wärmen als Functionen der Hubhöhen (*a*) dargestellt, dann aus meinem Versuch 82 die Spannungen als Functionen der Hubhöhen (*b*). Dann wurden beide Curven unter geeigneter Reduction combinirt. Wenn auch aus Danilewsky's Angaben nicht hervorgeht, dass seine Zuckungen isotonisch verliefen, so ist unsere Curve doch in der Annäherung, in der wir davon Gebrauch machen, zweifellos einwandsfrei. Sie ergiebt die Identität der Curventypen der isometrischen Höhen und der isotonischen Wärmen.

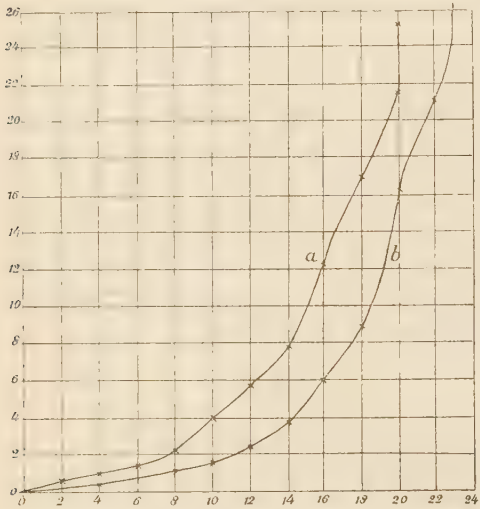

Fig. 4.

a Wärmeentwickelung, *b* Spannungsentwickelung bei wachsender Reizstärke.

[1] Nawalichin, Myothermische Untersuchungen. Pflüger's *Archiv.* 1877.

[2] B. Danilewsky, Weitere thermodynamische Untersuchungen der Muskeln. Pflüger's *Archiv.* Bd. 45.

Wir geben die Zahlen aus Danilewsky's Versuchen:

Reizstärke in absoluter Gradmessung	Wärmeentwickelung in Scalentheilen der Bussola	Hubhöhen in mm	
30°	3·8	9·8	
50°	5·2	12·1	
80°	5·8	13·0	
200°	8·3	16·0	Versuch 84
400°	11·5	18·6	
600°	13·9	19·5	
1000°	16·3	19·7	
20°	0·7	9·8	
30°	4·0	27·7	
50°	7·7	33·0	Versuch 116
100°	11·1	39·1	
300°	14·5	40·0	

Es folgen zwei Beispiele unserer Versuche.

R.-A.	Isot. Höhe	Isom. Höhe	Isom. Höhe reduc.	Isot. Höhe / Isom. Höhe	
17	0·7	0	0	∞	
16	6·6	0	0	∞	
15	9·0	2·5	1·7	5·3	
14	11·0	10·0	6·8	1·6	
13	**11·5**	**16·9**	**11·5**	**1·0**	Versuch 82
12	11·5	20·0	13·6	0·9	
11	11·5	21·0	14·3	0·8	
10	11·5	22·0	15·0	0·8	
18	3·6	0	0	∞	
17	6·0	1·7	0·9	6·7	
16	8·5	4·5	2·5	3·4	
15	10·5	13·5	7·5	1·4	
14	11·7	18·4	10·2	1·1	Versuch 88
13	**12·3**	**22·5**	**12·3**	**1·0**	
12	12·3	24·0	13·1	0·9	
11	12·3	24·1	13·2	0·9	
10	12·3	24·1	13·2	0·9	

Wir dürfen in der aus der Fick-Gad'schen Theorie vollkommen richtig vorausgesagten Beziehung der isotonisch-isometrischen Höhen und der isotonischen Wärmen eine Bestätigung dieser Theorie erblicken, und

speciell unserer Annahme, dass bei Isotonie mit steigender Reizstärke F_2 stärker beschleunigt wird als F_1.

Danilewsky schliesst die Mittheilung seiner Zahlen mit der Bemerkung: „Also je geringer der Reiz, um so sparsamer werden die Spannkräfte des Muskels verbraucht". Besonders Nawalichin legt diesem Eegebniss einen ausgesprochen teleologischen Sinn unter. Indem wir dies weder anerkennen, noch bestreiten, dürfen wir wohl noch einmal darauf hinweisen, dass der Satz mathematisch aus den Voraussetzungen der Theorie folgt.

Die Curve der isometrischen Wärmen wird aller Voraussicht nach dem Typus der Curve der isotonischen Wärmen folgen. Danilewsky hat zwei solche Versuchsreihen an demselben Muskel nicht ausgeführt. Aus der Zusammenstellung sämmtlicher Curven mit gestatteter und verhinderter Verkürzung, die aus seinen mitgetheilten Bestimmungen zu entnehmen sind, geht nicht hervor, dass sich der Gang der Curven der isometrischen und der isotonischen Wärmen irgendwie unterscheidet. Doch fehlt hier noch der positive Beweis durch das directe Experiment an demselben Muskel. — Bei dem parallelen Verlauf der Curven der isometrischen Höhen und der isotonischen Wärmen wird man in erster Annäherung sagen dürfen: Der Zuwachs der isotonischen Wärme mit wachsendem Reiz ist proportional dem entsprechenden Zuwachs der isometrischen Höhen. Diese Folgerung kann bei der verhältnissmässigen Lückenhaftigkeit des myothermischen Versuchsmaterials — mit der nöthigen Vorsicht angewandt — von einiger Bedeutung werden.

Trotz des analogen Typus der Curven der isotonischen und isometrischen Wärmen verlaufen doch letztere wenigstens für die stärkeren Reize in höheren Wärmewerthen als erstere. Wir sind damit zu der bedeutungsvollen Entdeckung Heidenhain's[1] gelangt, dass die Wärmeentwickelung bei Isometrie grösser ist als bei Isotonie. Hieraus folgt unmittelbar, dass nicht nur der relative Verlauf durch die gestattete oder verhinderte innere Umlagerung beeinflusst wird, sondern auch die Quantität des Gesammtprocesses, oder anders ausgedrückt: Die Gesammtintensität der Processe wird durch dieselbe Ursache, durch die inneren Umlagerungen eingeschränkt, durch welche die Steilheit von F_2 vermehrt wird. Das Experiment hat nun, indem es einen wichtigen Satz lehrte, die Voraussage bestätigt, dass je beträchtlicher die inneren Umlagerungen sind, um so steiler F_2 verläuft. Die Gesammtintensität der Processe ist also mathematisch abhängig von der Steilheit von F_2, oder da die Gesammtintensität der Processe für dasselbe Régime ein constantes Vielfache von F_1 ist, so entwickelt F_1 sich um so stärker, je

[1] A. a. O.

mehr verzögert der Beginn und der Verlauf von F_2 ist. Die Berechtigung dieser Deduction ist noch auf anderem Wege nachzuweisen.

Aus den Gad-Heymans'schen Curven geht ohne Weiteres hervor, dass mit steigender Temperatur für Isometrie die Steilheit von F_2 viel schneller zunimmt, als für Isotonie. Während nämlich bei Isometrie und mittlerer Temperatur F_2 noch so flach ansteigt, dass lange Plateaus zu Stande kommen, fällt der absteigende Schenkel bei 30° steiler ab, als bei Isotonie. Nun hat Fick über die Wärmeentwickelungen (W) bei verschiedenen Temperaturen und maximalen Reizen Folgendes ermittelt:

$$\frac{W \text{ isom.}}{W \text{ isot.}} \text{ unter } 10^0 = 2 \cdot 1,$$

$$\frac{W \text{ isom.}}{W \text{ isot.}} \text{ über } 27^0 = 1 \cdot 1,$$

was in Worten heisst: Die Verhinderung der inneren Umlagerung bewirkt unter denjenigen (Temperatur-)Verhältnissen die grösste Steigerung des Gesammtumsatzes, unter denen F_2 am meisten verzögert ist. Wenn wir aber diese gleichzeitigen Thatsachen in causale Beziehung setzen dürfen:

Der Gesammtumsatz (also auch F_1) ist um so bedeutender, je weiter F_2 hinausgerückt ist, d. h. je ungehinderter F_1 sich entwickeln kann.

Wir wenden uns jetzt zu der letzten Frage dieses Theiles: Wie hat man es zu verstehen, dass die maximalen isometrischen Ordinaten ein annähernd reines Bild der Abhängigkeit des Gesammtumsatzes von der Reizstärke geben? Die einfachste und wahrscheinlichste Annahme ist, dass Interferenz für die Abscisse t_g noch nicht in merklichem Maasse eingetreten ist. Also muss $F_{2t_g} = 0$ sein.

Die Bedingung für die Gipfelhöhe:

$$\frac{dF_1}{dt} - \frac{dF_2}{dt} = 0; \qquad \frac{dF_1}{dt} = \frac{dF_2}{dt}$$

giebt zwei mögliche Constructionen. $\frac{dF_2}{dt}$ ist entweder $= 0$, oder hat einen endlichen Werth. Im ersten Fall (a) würde F_1 in t_g schon asymptotisch verlaufen, während F_2 sich noch nicht erhoben hat; im anderen Fall (b) erhebt sich F_2 gerade im Zeitpunkt t_g.

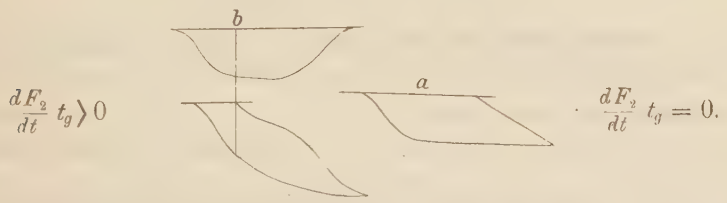

Fig. 5.

Der Fall a ist aus mehreren Gründen auszuschliessen. Erstens liegt etwa bei Zimmertemperatur das relative Minimum der isotonischen und

isometrischen Höhen in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur. Dies war das Grundphaenomen der Fick-Gad'schen Theorie, und wurde so gedeutet, dass bei weiterem Sinken der Temperatur durch weitere Verzögerung von F_2 die bei 19° bestehende Interferenz verringert werde. Zweitens würde, wenn das Schema *a* der Wirklichkeit entspräche, der Muskel der maximal gespannten Feder das Gleichgewicht halten, ohne dass ein chemischer Umsatz stattgefunden hätte; denn für $\frac{dF_1}{dt} t_g = 0$, ist auch $\varphi_1(t_g) = 0$.

Nun ist es wohl denkbar, worauf eindringlich hingewiesen zu haben, Fick's grosses Verdienst ist, dass eine Verkürzungsordinate chemischer Arbeit nicht zu entsprechen braucht. Denn abgesehen von der Wärmestarre giebt es auch einen activen Zustand starker Verkürzung, der durch relativ geringen Umsatz aufrecht erhalten wird. Fick[1] hat nämlich gezeigt, dass, wenn er einen eben vollkommenen Tetanus durch Verkleinerung der Frequenz in einzelne Zuckungen auflöste, die Quantität des chemischen Umsatzes dadurch bedeutend gesteigert wurde. Nahm er aber dieselbe Operation mit dem isometrischen Tetanus vor,[2] so zeigte sich, dass dieser sehr viel mehr chemische Arbeit verlangt, als eine Reihe getrennter isometrischer Zuckungen. Bei Isometrie wächst demnach allerdings die Gesammtintensität der Processe mit der Zeit, während der die grösste Spannung ausgeübt wird.[3]

Da also das Schema *a* anderen Erfahrungen widerspricht, so schliessen wir *per exclusionem* auf ein durch *b* darstellbares Verhalten. Wenn nun F_{1t_g} ein Maass des Gesammtumsatzes ist, so muss der Quotient $\frac{F_{1t_g}}{F_{1t_d}}$ eine von der Reizstärke unabhängige Constante sein. Die zu einer isometrischen Curvenschaar gehörige Intensitätscurvenschaar hat demnach etwa beifolgendes Aussehen: Denn die Gipfelzeit ist unabhängig von der Reizstärke, und der Maximalpunkt der Intensitätscurven, an dem Wendepunkt der isometrischen Zuckungscurve kenntlich, geht der Gipfelzeit voraus (Fig. 6).

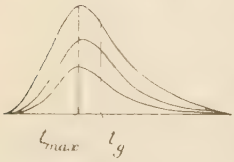

Fig. 6.

Weitere Anwendungen.

Die eminente Wichtigkeit der Fick-Gad'schen Theorie für die Deutung und die Uebersicht der Erscheinungen liegt darin, dass sie jeden der

[1] A. Fick, *Mechanische Arbeit* u. s. w.

[2] Derselbe, *Myothermische Fragen und Versuche* in den *Myothermischen Untersuchungen.*

[3] Sogar die isometrische Contractur im Tetanus muss ein Zustand lebhafter innerer Thätigkeit sein; denn sie ermüdet schnell, wie ich selbst mittheilen kann. Der Spannungsrückstand, der sich bei Ermüdungsreihen und nicht zu langsam aufeinanderfolgenden Reizen bald ausbildet, ermüdet nach kurzer Zeit und sinkt verhältnissmässig schnell ab.

beiden Processe für sich als verschiedene Function derselben Variabeln darzustellen gestattet. — Wenn ich kurz zusammenfasse, soweit ich die Verhältnisse übersehen kann, so wird der erste Process verstärkt:

1. durch Verstärkung des Reizes,
2. durch Erhöhung der Temperatur,
3. durch Vermehrung der Widerstände, die sich der Zusammenziehung entgegensetzen.

Der zweite Process wird in seinem Eintritt und Verlauf beschleunigt:

I. 1. durch Erhöhung der Reizstärke (Curve der isotonischen und isometrischen Höhen),
2. durch den Grad der gestatteten inneren Umlagerung,
3. durch Erhöhung der Temperatur (Gad und Heymans),
4. durch Stellung einer Zuckung, unmittelbar nach einer vorausgehenden Summationsreihe (worauf wir in einer besonderen Arbeit näher eingehen).

Der zweite Process wird in seinem Eintritt und Verlauf verzögert:

II. 1. durch Verminderung der Reizstärke,
2. durch den Grad der Verhinderung der inneren Umlagerung,
3. durch Erniedrigung der Temperatur,
4. durch Ermüdung.

Was den Einfluss der Ermüdung betrifft, so lässt sich die Erscheinung der Treppe nach demselben Princip verstehen, wie der Erhöhung des Zuckungsgipfels bei Abkühlung nach Gad und Heymans, nämlich vermittelst des Princips des mit Verzögerung von F_2 abnehmenden Grades der Interferenz. Besonders aber erklärt mir die Theorie folgende Erscheinung: Bei gleicher Ermüdungsstufe findet man, dass starken Reizen entsprechende Zuckungen relativ weniger an Höhe eingebüsst haben als schwache, was ich so deute: F_1 ist durch die Ermüdung für beide Reizstärken proportional verkleinert; während aber für den schwachen Reiz von Anfang an ein geringer Grad von Interferenz bestand, ist für den starken die Interferenz nach Ermüdung bedeutend verringert, so dass, während der absteigende Schenkel schon deutlich den Charakter hochgradiger Ermüdung zeigt, die Zuckungshöhe gerade so gross oder grösser sein kann, als am Anfang.

Aus demselben Grunde entspricht gleichen Ermüdungsstufen eine relativ stärkere Einbusse der isometrischen Zuckung an Zuckungshöhe als der isotonischen. Diese Erscheinung ist nicht zu verwechseln mit der ebenfalls merkwürdigen Thatsache, dass bei rein isometrischen Ermüdungsreihen Erschöpfung viel früher eintritt, als bei rein isotonischen. Dies er-

klärt sich — jedenfalls zum grossen Theil — durch die Thatsache des grösseren Energieverbrauchs bei Isometrie.[1]

Alle unsere bisherigen Betrachtungen knüpften sich an die Grenzfälle der vollkommenen Isometrie und Isotonie. Wir stehen jetzt vor der schwierigen Aufgabe zu bestimmen, in welcher Weise unsere Schlüsse auf die Arten der Muskelzuckung, wie sie unter anderen, bis heute gewöhnlicheren Bedingungen beobachtet sind, angewandt werden müssen.

Alle diese Zwischen- oder Uebergangsrégime sind charakterisirt durch die Widerstände, die sich im Verlauf der Zuckung der Zusammenziehung entgegensetzen, oder schärfer ausgedrückt durch den zeitlichen Verlauf dieser Widerstände. Das Maass des Widerstandes in einem Augenblick ist offenbar der Betrag der relativen Dehnung der natürlichen Länge in dem betrachteten Augenblik, berechnet auf die Einheit des physiologischen Querschnittes.

Ein jedes Régime ist charakterisirt durch die Curve der so gewonnenen „absoluten Widerstände", die experimentell wohl nicht direct feststellbar, aber theoretisch annähernd zu erschliessen ist: für Isotonie ist sie nahezu linear, für Isometrie fällt sie mit der Spannungscurve zusammen. Die „absoluten Widerstände" sind umgekehrt proportional dem „Coëfficienten der gestatteten inneren Umlagerung". So kann ich jetzt diesen Coëfficienten definiren.

Die isotonischen und isometrischen Curven sind desshalb ausschliesslich verwendbar zur Construction von Integral- und Intensitätscurven, weil bei ihnen der Einfluss träger Massen nicht, oder so gut wie nicht in's Spiel kommt. Bei allen Zwischenzuständen haben diese Einflüsse einen sehr beträchtlichen Werth. Daher können für sie die zugehörigen Curven nur erschlossen werden, insofern sie sich theoretisch aus den Grenzfällen ableiten lassen.

F. Schenk hat versucht durch Construction den Verlauf der inneren Processe bei folgender Versuchsanordnung aufzufinden. Ein Muskel zeichnete isotonisch seine Contraction auf; während der Zusammenziehung hatte er einen trägen Hebel von sich wegzuschleudern, und dann setzte er seinen Weg wieder isotonisch fort. Schenk kommt durch die Construction zu dem Resultat, dass Spannungsvermehrung den zweiten Process „fördert", oder wie wir sagen würden, seinen Eintritt und seine Steilheit beschleunigt. Dies widerspricht unserem Grundsatz, dass die Verhinderung der inneren Umlagerung F_2 verzögere.

[1] Meine Ermüdungsversuche habe ich mit dem an anderer Stelle zu beschreibenden Gad'schen Magnetinductor am gut curarisirten Wadenmuskel von Rana esculenta ausgeführt. Leider hat mir das Material gefehlt, um auf diesem an verborgenen Aufschlüssen noch überaus reichen Gebiet mehr als gelegentliche Beobachtungen zu machen.

Integralcurven dürfen aber, wie wir wiederholen müssen, nur für den Fall gezeichnet werden, dass träge Massen nicht erheblich in's Spiel kommen, und wir zweifeln nicht, dass wenn man eine elastische Feder gegen träge Massen schnellen liesse, die sie überwinden kann, um dann ihren Weg fortzusetzen, sich ebenso eine „Förderung des zweiten Processes" herausstellen würde. — Wir bleiben dem gegenüber bei unserer Meinung, dass Vermehrung der absoluten Widerstände unter allen Umständen F_2 verzögert und F_1 verstärkt.

Aber es giebt eine Beobachtung,[1] die zu beweisen scheint, dass unter Umständen auch die gestattete Verkürzung den Stoffumsatz vermehrt. Wenn man nämlich eine isometrische Zuckung auf ihrer Höhe unterbricht und den Muskel sich zusammenziehen lässt, so wird mehr Wärme entwickelt, als wenn die Zuckung rein isometrisch verliefe. Wir wissen, dass $\varphi_1(t)$ auch während der Erschlaffungszeit einen merklichen Werth hat. Wird nun der Betrag F_{1t_d} durch die gestattete Verkürzung vergrössert, oder kann der nachgewiesene verstärkte chemische Umsatz auch anders verständlich werden? Wir deuten das Phaenomen anders, in folgender Weise: Wir haben uns anfangs vorbehalten, dass der auf die Wärmewerthe der Processe bezügliche Quotient

$$K = \frac{F_{1t_d}}{F_{2t_d}} = -\frac{C_b}{C_a} \quad 9)$$

für verschiedene Régime einen verschiedenen Werth haben kann. Einem grösseren Wärmewerth des zweiten Processes entspricht ein kleineres K.

Die Wirkung des zweiten Processes besteht bei Isotonie in der Wiederherstellung der ursprünglichen Gestalt, bei Isometrie in der Zurückführung der Spannung auf ihren ursprünglichen Werth. Um einen zusammengezogenen Muskel auszudehnen, ist eine mechanische Arbeit nöthig; dass aber ein gedehnter Muskel sich ohne beträchtliche Arbeitsleistung zusammenzieht, ist sehr gut denkbar. Vergegenwärtigen wir uns unser früheres Bild von der Zusammenziehung des Muskels. Dieses soll — so stellten wir uns vor — identisch sein mit der Mischung zweier heterogener Substanzen, etwa der einfach- und der doppelbrechenden. Die Wirkung des ersten Processes besteht darin, dass — vielleicht durch eine abgespaltene Säure der Coëfficient der Mischbarkeit beider Substanzen vergrössert wird. Dementsprechend wächst die Längsattraction; wenn nun ein mit der Mischung vorschreitender zweiter Process den die Mischbarkeit bedingende Stoff zerstört, so haben wir ein Bild des zweiten Processes bei Isotonie. Bei voll-

[1] A. Fick, *Myothermische Fragen und Versuche*, a. a. O.

[2] F. Schenk, Ueber den Einfluss der Spannung auf die Wärmebildung des Muskels. Pflüger's *Archiv.* Bd. LI.

kommener Isometrie hingegen kommt es gar nicht zur Mischung beider Substanzen. Da der zweite Process bei Isotonie erst in Folge der sich vollziehenden Mischung eingeleitet wird, so muss er sich bei verhinderter Mischung in anderer Weise, etwa durch Diffusion[1] vollziehen. Wenn die Bedingungen der Säureabspaltung um so besser sind, je weniger die Mischung bereits vollzogen ist, so verstehen wir, warum der Betrag des Umsatzes bei Isometrie grösser ist, als bei Isotonie.

Das Bild diene zur Erläuterung, wie man sich vorstellen kann, dass die Constante K kleiner wird, wenn die Zusammenziehung gestattet, als wenn sie verhindert ist. Wenn nun die isometrische Curve unterbrochen wird und plötzlich in eine Verkürzungscurve übergeht, so entwickelt sich ein zweiter Process von höherem Wärmewerth, und die fragliche Erscheinung ist kein Widerspruch mehr für unsere Anschauung.

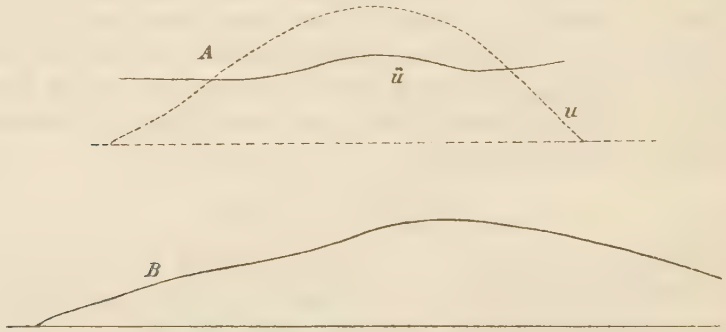

Fig. 7.

Wenn die Interferenz nichts verdeckte, so würden die Endwerthe F_{1t_d} ein Maass für die Zuckungshöhen sein. F_1 wächst mit dem Betrag der absoluten Widerstände, sinkt umsomehr, je mehr die inneren Umlagerungen gestattet sind. Ueber den unmittelbar fördernden Einfluss der Anfangsspannung und Belastung auf die Zuckungshöhen belehren uns die Versuche Fick's[2] am Muschelmuskel. v. Frey[3] findet, dass in gewissen Grenzen die Hubhöhen mit wachsender Belastung grösser werden, ebenso Schenk,[4]

[1] Wir könnten das Bild fortführend die unverbrannte Säure als Ermüdungsstoff gelten lassen, der die schnelle Erschöpfung bei isometrischen Ermüdungsreihen mit bedingt.

[2] *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen.* Braunschweig 1863. S. 52.

[3] Reizungsversuche am unbelasteten Muskel. *Archiv f. Anatomie u. Pysiologie.* Physiol. Abthlg. 1888.

[4] A. a. O.

Haidenhain[1] und Fick[2] sahen dasselbe am tetanisirten Froschmuskel. Ueber den Einfluss der Anfangsspannung bei Ueberlastungsversuchen macht Santesson[3] ausführliche Mittheilungen. — Alledem aber scheinen die durch v. Kries[4] eingeführten und von M. v. Frey[5] weiter verfolgten „Unterstützungszuckungen" zu widersprechen. In der That sind die Versuche so merkwürdig, dass ich mir nicht versagen darf, darauf einzugehen.

v. Kries[6] erhält, indem er bei einem curarisirten Triceps eine Belastung von 240 grm allmählich ganz in Ueberlastung überführt, dadurch, dass er immer höher unterstützt, seine Curven Fig. 4, von denen ich die unterste und die oberste möglichst getreu wiedergeben will (Fig. 7).

Die gestrichelte Abscisse entspricht der Länge des unbelasteten Muskels; *B* ist die Curve der Belastungszuckung von der Ruhelage des gedehnten Muskels aus, *Ü* die Zuckung des maximal unterstützten Muskels, *U* die muthmaassliche, von mir hinzugefügte Zuckungscurve des unbelasteten Muskels. Bis zum Punkt *A* verläuft *Ü* mit *U* zusammen. In *A* ist die natürliche Länge des Muskels so klein geworden, dass ihm das Gewicht zur Last fällt. Er muss nun seine Spannung vermehren bis zum Betrag von 240 grm, und da er das Maximum seiner Spannung noch nicht erreicht hat, kann er das Gewicht noch etwas erheben. Aber lange nicht bis zur Höhe von *U*. — Es geht aus diesem Versuch objectiv hervor, dass ein unbelasteter Muskel, wenn er während des Verlaufs seiner Zuckung unter die Bedingung der Ueberlastung versetzt wird, noch fähig ist, eine sehr grosse Spannung anzunehmen, ein sehr interessanter Befund, an dem aber von vornherein wohl nicht zu zweifeln war. Der Betrag des Umsatzes wird dementsptechend steigen und zwar in Folge der Ueberlastungsbedingung. Dass die Spannungsvermehrung die Steigerung der Hubhöhe bei der Unterstützung bedingt, geht aus der Mittheilung v. Frey's hervor: „Bei einer Spannung von 0·5 grm hat dagegen die Unterstützung kaum noch einen Einfluss auf die Lage der Zuckungsgipfel."[7] Nach dieser Analyse verliert die zuerst erstaunliche Thatsache, dass in einer Einzelzuckung ein Gewicht in solcher Höhe noch gehoben werden kann, alles Befremdende. Auch diese Erscheinung ist auf die umsatzvermehrende Wirkung grosser absoluter Widerstände zurückgeführt, die dadurch noch besonders gesteigert sind,

---

[1] Heidenhain, *Mechanische Leistung* u. s. w.

[2] Fick, *Untersuchungen über Muskelarbeit.* 1867.

[3] A. a. O.

[4] v. Kries, *Untersuchung zur Mechanik des quergestreiften Muskels.* 1880.

[5] M. v. Frey, Versuche zur Auflösung der tetanischen Muskelcurve. Festschrift. Reizungsversuch am unbelasteten Muskel. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg.

[6] A. a. O. S. 365.

[7] A. a. O.

dass in dem in Betracht kommenden Contractionszustand die Dehnbarkeit vermehrt ist. — Den beschleunigten Abfall der Unterstützungszuckung hat schon damals v. Kries auf ein mit dem Contractionsgrad wachsendes „contractionlösendes X“ zurückgeführt. Wenn dieser Forscher aus seiner Beobachtung entnimmt, „dass der Muskel um so höhere Zuckungsgipfel erreicht, je weniger Arbeit er während der Zuckung leistet“, so beschreibt er damit allerdings das Ergebniss seines — unter sehr künstlichen Bedingungen angestellten — Versuches. Wir wagen aber, unsere bescheidenen Bedenken zu äussern, ob es in der Aufhellung der Abhängigkeit der Muskelcontraction von ihren mechanischen Bedingungen sehr weit führen wird, wenn man die (nützliche) Arbeit anstatt der Widerstände zur unabhängigen Variablen macht. Wir schliessen diesen Absatz mit der Wiederholuag des von Heidenhain und Fick begründeten und noch nicht erschütterten Satzes, dass Spannungsvermehrung den Betrag der im gereizten Muskel vor sich gehenden chemischen Processe vergrössert; und wir fügen hinzu: Mit dem Grad der erreichten Verkürzung wächst die Steilheit des zweiten Processes.

Wir haben in dieser Abhandlung eine Darstellung des heutigen Standes der Fick-Gad'schen Theorie zu geben versucht, wie sie sich uns im Verlaufe unserer Muskelversuche, die durchgehends unter vergleichender Anwendung der isotonischen und der isometrischen Methode ausgeführt wurden, gestaltet hat. Sie scheint uns im Stande zu sein, die bekannten mechanischen und thermodynamischen Thatsachen zu einem widerspruchslosen Bilde zu vereinigen, — und wir dürfen wagen, die Mittel, die sie uns an die Hand giebt, zur Deutung complicirterer Phaenomene zu benutzen.

Zum Schluss sei noch ein Wort über die von uns gebrauchte histologische Vorstellung gestattet. Ich habe sie bisher als ein blosses Bild bezeichnet, um nicht an unpassendem Ort durch eine neue Hypothese zu verwirren. Sollte sie aber nicht mehr, sollte sie nicht einfach der Ausdruck der wesentlichen Thatsachen in der Sprache der Molecularphysik und der physikalischen Chemie sein, der hier eigentlich zuständigen Grenzwissenschaften? Ein zweifelloser Vorzug dieser Vorstellungsweise liegt darin, dass sie keinen mortalen Process, wie die Gerinnung es ist, zu Hülfe nimmt, sondern vielmehr den Anschluss an die Contractionsvorgänge einfacher Organismen zu gewinnen scheint.

Man sieht, es würde uns auch nicht schwer fallen, zu der von Verworn vorgeschlagenen Auffassung des Muskelprocesses zu gelangen. Aber wir halten es mindestens für verfrüht, den Reizungsvorgang des Chemotropismus mit chemischer Verwandtschaft zu identificiren.

Wir fassen also von dem durch unsere Untersuchung gewonnenen Standpunkt den Muskelprocess folgendermaassen auf: Die erste Wirkung

des Reizes besteht darin, dass zwei vorher durch die Oberflächenspannung ihrer Grenzflächen getrennte Flüssigkeiten mischbar werden. Bei gestatteter Zusammenziehung vollzieht sich die Mischung in der Weise, dass vorher in Längsreihen angeordnete Theilchen einer Querscheibe sich zwischen die Längsreihen einer anderen Querscheibe einschieben. In dem Maasse, als die Umlagerung vorschreitet, entwickelt sich unter dem Einfluss der veränderten räumlichen Anordnung ein zweiter Process, in dem die Mischbarkeit aufgehoben wird. Die Bedingungen für den Fortgang des ersten Processes sind um so günstiger, je vollständiger die Mischung verhindert ist.

Wir würden es als den schönsten Erfolg betrachten, wenn wir durch diese Auffassung etwas zu der methodischen Erkenntniss beigetragen haben sollten, dass für die physikalische und morphologische Biologie und die anorganischen Grenzwissenschaften der gemeinschaftliche Angriffspunkt an das Problem der lebendigen Bewegung in der Muskelphysiologie gelegen ist.

Hrn. Prof. Gad spreche ich für alle die reiche Anregung, die ich seither von ihm erfahren habe, meinen tiefgefühlten Dank aus.

Thesen.

I. Das Zustandekommen eines oscillatorischen Zustandes im physiologischen Tetanus des quergestreiften Muskels ist nur durch die Annahme zu erklären, dass sich unter den Bedingungen der Superposition eine Beschleunigung des Erschlaffungsprocesses herausgebildet hat.

II. Aus der auf experimentellem Wege festgestellten Innervation eines anatomischen Muskelindividuums, wie des M. gastrocnemius des Frosches, von mehreren vorderen Wurzeln aus, ergiebt sich die embryologische Folgerung, dass nicht nur die Gesammtmusculatur der unteren Extremität, sondern auch ein solcher Einzelmuskel aus einer Mehrzahl von Ursegmenten hervorgegangen sein muss.

III. In der psychischen Behandlung der als Nervosität bekannten Form der Neurasthenie muss die systematische Abgewöhnung der „hastigen Bewegungen“ eine erste Stelle einnehmen.

Lebenslauf.

Verfasser dieser Arbeit, Oscar Felix Kohnstamm, keiner Confession angehörig, wurde am 13. April 1871 als Sohn des jetzt in Darmstadt lebenden Dr. phil. Moritz Kohnstamm in Pfungstadt bei Darmstadt geboren. Er besuchte das Darmstädter Ludwig-Georgs-Gymnasium, das er Ostern 1889 mit dem Zeugniss der Reife verliess. Vom 1. April bis 1. Oktober desselben Jahres diente er als Einjährig-Freiwilliger beim 2. Grossherzoglich Hessischen Infanterieregiment Nr. 116. Ostern 1889 wurde er in Giessen, Ostern 1890 in Strassburg, Ostern 1891 in Berlin immatrikulirt. Am 4. März 1891 bestand er in Strassburg das Tentamen physicum, am 21. Februar 1893 in Berlin das Examen rigorosum.

Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen, Kliniken und Curse folgender Herren Professoren und Docenten.

In Giessen: Eckhard, Himstedt, Hoffmann, Naumann, Spengel.

In Strassburg: Goette, Goltz, Hoppe-Seyler, Jössel, Kohlrausch, Schwalbe, Wortmann.

In Berlin: Arons, Benda, v. Bergmann, E. du Bois-Reymond, Fehleisen, Gad, Goldscheider, Günther, Gusserow, Klemperer, Leyden, Martin, Olshausen, Senator, R. Virchow, Winter, J. Wolff.

Seinen verehrten Lehrern spricht der Verfasser an dieser Stelle seinen warmen Dank aus.